Die Abhängigkeit der relativen Sexualdifferenz von der Körpergröße

Von
BERNHARD RENSCH, Münster (Westf.)

(Mit 3 Abbildungen.)

A. Die Ontogenese aller Tiere ist mit steten Proportionsänderungen verbunden. Im ersten Abschnitt der individuellen Entwicklung ist dies vor allem durch die Differenzierung von Organen bedingt. Wenn dann alle Organe in Funktion getreten sind, hören aber Proportionsänderungen noch nicht auf, sondern sie sind mehr oder minder ausgeprägt stets bis zum definitiven Wachstumsabschluß hin zu verfolgen. Die Ursache dafür ist die Verschiedenheit der relativen Wachstumsgeschwindigkeit der einzelnen Organe und Strukturen. Wie vor allem d'ARCY W. THOMPSON (1917), J. S. HUXLEY (1924, 1932), J. SCHMALHAUSEN (1927), C. CHAMPY (1929), TEISSIER (1931) u. a. nachgewiesen haben, ist der relative Zuwachs von Organen jeweils über lange Perioden hinweg ziemlich konstant. Manche Organe wachsen in ihrer für die definitive Größe wesentlichen Entwicklungsphase relativ schneller als der Gesamtkörper oder als ein größerer zugehöriger Gesamtabschnitt des Körpers, d. h. positiv allometrisch, andere wachsen relativ langsamer, negativ allometrisch, und wieder andere im gleichen Tempo wie der Gesamtkörper, d. h. isometrisch.

Diese Verhältnisse können auch bei phylogenetischen Körpergrößenänderungen von Bedeutung sein. Bleiben dabei, wie zumeist, viele Gene unverändert, die Wachstumsgradienten bestimmen, so kann sich ihre positiv oder negativ allometrische Tendenz stärker bzw. längere Zeit auswirken. Bei großen Rassen oder großen Arten müssen also automatisch viele Proportionen gegenüber kleinen Arten verschoben sein, auch wenn sich beide Arten eventuell nur in einem Gen unterscheiden, das die Gesamtgröße des Körpers beeinflußt, das also bei Wirbeltieren z. B. eine Änderung der Hypophyse bedingt. Bei den Arbeiten vieler Systematiker wird dem leider immer noch nicht genügend Rechnung getragen. Es kann nicht etwa als Kriterium einer neuen Rasse oder Art gelten, daß sie sich in einer Reihe von Merkmalen von einer anderen Form unterscheidet, denn jede Größendifferenz von erblichen wie nichterblichen Varianten der gleichen Rasse bedingt auch schon korrelative Abweichungen in vielen Merkmalen.

In den letzten Jahren habe ich mit meinen Schülern und Mitarbeitern versucht, eine Reihe von Regeln zu formulieren, die solche Differenzen verwandter, aber in der Körpergröße unterschiedener Arten beherrschen. Verglichen mit kleineren Arten der gleichen Verwandtschaftsgruppe haben z. B. größere Arten von Vögeln und Säugetieren zumeist relativ kürzere Schwänze, Ohren, Extremitäten, Schnäbel, Haare

und Federn, weiterhin auch relativ kleinere Köpfe, Hirne, Augen, Herzen, Lebern, Bauchspeicheldrüsen, Hypophysen, Schilddrüsen, Nieren, aber einen relativ längeren Darm, relativ kleinere und flachere Linsen, eine relativ kleinere Cornea, relativ dünnere Retina, andere relative Anzahlen von Stäbchen und Zapfen, eine andere Proportionierung der Hirnfelder, eine längere Ontogenese bzw. Trächtigkeitsdauer, relativ kleinere Eier (Vögel), Jungtiere mit relativ geringerem Geburtsgewicht (Säugetiere) (bei poikilothermen Vertebraten eine höhere Nachkommenzahl), sie erreichen ein relativ höheres Lebensalter usw. (vergl. B. RENSCH 1936, 1938, 1947, 1948 a, b, 1949, W. PARTMANN 1948, K. W. HARDE 1949, A. MÖLLER 1950, ferner auch B. KLATT 1913, R. HESSE 1921, J. HUXLEY 1932, H. OBOUSSIER 1948 u. a.). Bei Insekten haben die größeren Arten zumeist relativ kleinere Köpfe, relativ kürzere Extremitäten, funktionstüchtigere Augen (wegen absolut größerer Ommatidienzahl), kompliziertere Flügeläderung, mehr Mitteldarmschläuche, im Darm Cylinderepithel statt kubischem Epithel, relativ kleinere Hirne mit stärker differenzierten Corpora pedunculata, aber relativ kleineren Zentralkörpern, z. T. andere Struktur der Flugmuskulatur usw. (vergl. B. RENSCH 1943, 1948 b, W. PARTMANN 1948, H. GOOSSEN 1949 u. a.).

B. Diesen vielen Proportionierungsregeln, welche beim Studium verschieden großer Arten einer Verwandtschaftsgruppe zutage treten und daher auch für die phylogenetischen Aszendenten vorausgesetzt werden können, möchte ich nun noch eine weitere zufügen, die hier allerdings nur erst etwas unvollkommen begründet wird, und die wahrscheinlich auch keineswegs für alle, aber vielleicht für die Mehrzahl der Tiergruppen gilt: bei größeren Arten ist die relative Sexualdifferenz im allgemeinen bedeutender als bei kleinen Arten der gleichen Verwandtschaftsgruppe.

Ein morphologischer Unterschied der Geschlechter hat sich im Tierreich herausgebildet, weil Eiproduktion und Spermatozoenproduktion, Aufsuchen des anderen Geschlechts, Begattung, Eiablage oder Geburt, Brutpflege usw. verschiedene Anforderungen an den männlichen und den weiblichen Körper stellen. Man könnte annehmen, daß die damit bedingte Geschlechtsdifferenz bei großen wie bei kleinen Arten das gleiche Verhältnis hat. Dies trifft indes nicht zu, zumindest wohl nicht in einer Anzahl formenreicher Klassen und Ordnungen. Vergleichen wir dafür zunächst die häufigste Sexualdifferenz: die Körpergröße der beiden Geschlechter.

In Tabelle 1 sind aus der deutschen Ornis jeweils Artenpaare, eine besonders große und eine besonders kleine Art, zusammengestellt von allen Gattungen, die hinsichtlich der Körpergröße schärfere erbliche Differenzen aufweisen. Da nicht allzu viele Genera dafür in Frage kommen, wurden zur Ergänzung auch noch einige entsprechende Arten-

Tabelle 1. Relative Sexualdifferenz hinsichtlich der Flügellänge bei nahe verwandten großen und kleinen Arten der deutschen Vogelwelt.

Art	Durchschn. Flügel-L. des ♂ in mm	Durchschn. Flügel-L. des ♀ in mm	Flügel.-L. d. kleineren in % der Fl.-L. d. größeren Geschlechts
Corvus c. corax	418	418	100.0
Coloeus mon. spermologus	235	223	94.8 —
Lanius e. excubitor	116	112	96.5
Lanius c. collurio	94	94	100.0 +
Acrocephalus a. arundinaceus	99	94	94.9
Acrocephalus sc. scirpaceus	67	64	95.5 +
Turdus v. viscivorus	155	152	98.0
Turdus eric. philomelos	115	115	100.0 +
Bubo b. bubo	448	478	93.8
Otus sc. scops	152	155	98.2 +
Falco rust. candicans	371	420	88.3
Falco t. tinnunculus	244	258	94.5 +
Accipiter gent. gallinarum	325	365	88.8
Accipiter n. nisus	199	236	84.4 —
Columba p. palumbus	249	241	96,8
Streptopelia t. turtur	179	171	95.5 —
Otis t. tarda	638	498	78.0
Otis tetrax orientalis	252	251	99.5 +
Fulica a. atra	214	202	94.3
Porzana pus. intermedia	91	89	98.0 +
Perdix p. perdix	157	154	98.0
Coturnix c. coturnix	110	110	100.0 +
Tetrao urogallus major	394	304	77.1
Lyrurus t. tetrix	266	239	86.0 +
Tetrastes bonasia rupestris	176	176	100.0 +
Ardea c. cinerea	450	443	98.5
Ixobrychus m. minutus	149	144	96.6 —
Tringa nebularia	189	192	98.4
Tringa glareola	124	128	96.8 —
Numenius a. arquata	292	308	94.8
Numenius ph. phaeopus	241	254	94.8 =
Larus marinus	498	464	93.0
Larus minutus	223	217	97.3 +
Anser anser	464	439	94.7
Anser erythropus	378	367	97.0 +
Anas pl. platyrhynchos	264	253	95.8
Anas c. crecca	179	173	96.7 +
Podiceps c. cristatus	188	181	96.3
Podiceps r. ruficollis	100	99	99.0 +

paare von jeweils untereinander sehr nahe verwandten Gattungen hinzugefügt, so *Tetrao-Lyrurus-Tetrastes* (zwischen denen auch Bastarde auftreten), *Perdix-Coturnix, Corvus-Coloeus* u. a. Leider mußten mangels ausreichender Gewichtsangaben die Flügelmaße als Index der Körpergröße gewählt werden (Maße nach G. NIETHAMMER 1937-1942, Er-

gänzungen z. T. durch E. HARTERT 1910-1938); für manche geeigneten Vergleichspaare, z. B. Spechte und Seeschwalben liegen leider keine ausreichenden Angaben für ♂ und ♀ vor. Wie die Tabelle 1 lehrt, ist bei den 20 möglichen Vergleichspaaren deutscher Vögel die relative Geschlechtsdifferenz in 14 Fällen bei der größeren Art bedeutender, nur in 5 Fällen geringer und in 1 Fall gleich.

Nun könnte man vermuten, daß sich diese Differenz nur auf die Flügellänge, nicht auf die Körpergröße im ganzen bezieht. Es wäre deshalb erwünscht, daß auch die Körpergewichte noch entsprechend verglichen werden. Leider liegen in der Literatur dafür bisher zumeist nur unzureichende Angaben vor, die nicht beweisend sind, weil das Gewicht starken individuellen und jahreszeitlichen Schwankungen unterliegt. Für viele Arten hat zwar Y. HAGEN (1942) große Serien von Gewichten untersucht, aber dabei nur in wenigen Fällen die Geschlechter unterschieden. Soweit diese jedoch vergleichbare Artenpaare im obengenannten Sinne umfassen, habe ich die prozentualen Differenzen entsprechend berechnet. Es ergaben sich dabei nun gleichgerichtete, aber noch viel schärfere Unterschiede wie sie für die Flügellänge gewonnen wurden: so für die Reihe *Tetrao u. urogallus* (73 Exemplare) — *Lyrurus t. tetrix* (184 Ex.) — *Tetrastes bonasia* (64 Ex.): 46,9 %—74,5 %—100,0 %; weiterhin für *Falco r. rusticolus* (7 Ex.) — *Falco t. tinnunculus* (19 Ex.): 59,3 %—89,2 %. Andererseits erweisen sich Habicht und Sperber so wie bei Vergleich der Flügellängen auch bei Zugrundelegung des Körpergewichtes als Ausnahmen: *Accipiter g. gentilis* (45 Ex.) — *A. n. nisus* (22 Ex.): 61,1 %—54,5 %. Y. HAGEN hat den Geschlechtsunterschied im Gewicht auch diskutiert und meint, daß die primitiven Arten hier geringere Differenzen aufweisen. Die Bezeichnung „primitiv" dürfte sich meines Erachtens bis zum gewissen Grade mit „relativ klein" decken, denn die großen Formen sind ja morphologisch auch in anderen Merkmalen die exzessiveren (man vgl. auch die Abb. 72 bei B. RENSCH 1947).

Bei Säugetieren gilt anscheinend die für Vögel ermittelte durchschnittliche Erhöhung der Sexualdifferenz bei größeren Arten nicht. Um dies zu prüfen, wurden alle vergleichbaren Artenpaare mit stärkerer Größendifferenz aus G. S. MILLERs Zusammenstellung der Säuger Westeuropas (1912) herausgesucht. Es sind überraschend wenige, bei denen auch nur einigermaßen ausreichende Angaben über die Kopf-Rumpf-Länge von ♂ und ♀ vorliegen. Wie die Tabelle 2 lehrt, zeigen hier die größeren der jeweils verglichenen Formen nur in 2 Fällen eine Erhöhung, in 4 Fällen dagegen eine Verminderung der Sexualdifferenz, in 1 Falle liegt kein Unterschied vor. Eine einheitliche Sexualdifferenzregel ist also nicht angedeutet. Natürlich ist hier noch eine Nachprüfung an viel ausgedehnterem Material notwendig.

Tabelle 2. Relative Sexualdifferenz hinsichtlich der Kopf—Rumpf-Länge bei nächstverwandten großen und kleinen Arten westeuropäischer Säugetiere (Zahlen nach Miller).

n : ♂, ♀	Art	K.-R.-L. des ♂ in mm	K.-R.-L. des ♀ in mm	K.-R.-L. d. kleineren in % d. größer. Geschlechts
3,4	Martes martes latinorum	86.7	79.4	91.5
5,3	Mustela n. nivalis	39.6	33.1	83.5 —
5,11	Myotis myotis	22.7	22.7	100.0
3,4	Pipistrellus pipistrellus	11.3	11.3	100.0 =
3,6	Lepus timidus	99.1	98.4	99.2
5,3	Oryctolagus cuniculus	72.8	74.5	97.7 —
3,7	Glis glis italicus	43.3	41.0	94.5
2,2	Muscardinus pulcher	21.9	21.7	99.0 +
8,5	Marmota marmota	91.9	92.0	100.0
4,7	Citellus citellus	43.7	42.8	97.8 —
8,3	Arvicola amphibius	42.3	42.5	100.0
4,6	Pitymys subterraneus	22.9	22.4	97.8 —
7,14	Epimys rattus	39.3	41.3	95.1
5,5	Micromys minutus	17.0	17.1	100.0 +

Anders ist es z. B. bei manchen Käferfamilien. Betrachten wir zunächst die mitteleuropäischen Vertreter der formenreichen Familie der Scarabaeiden (unter Zugrundelegung der Sammlung des Landesmuseums für Naturkunde zu Münster (Westf.) und des Werkes von P. KUHNT 1913). Teilen wir die Arten in drei Größengruppen ein von Durchschnittslängen bis zu 1 cm, von 1—2 cm und von 2—4 cm, so ergibt sich folgendes Bild.

1. Die kleinsten Arten von durchschnittlich 2 — 10 mm Länge zeigen vielfach keine merkliche Sexualdifferenz, so die 6 Arten von *Trox*, 2 Arten von *Psammobius, Rhyssemus asper, Diastictus vulneratus*, 2 Arten von *Pleurophorus, Oxyomus silvestris*, 65 Arten von *Aphodius* (die größte Art *A. scrutator* fällt in die 2. Gruppe), 4 Arten von *Heptaulacus*, 3 *Aegilia, Ochodaeus chrysomeloides, Sisyphus schaefferi, 2 Oniticellus, Ontophagus furcatus, O. ovatus, O. lemur, Caccobius schreberi.* Das sind insgesamt 93 Arten ohne merkliche Sexualdifferenz.

Eine geringe, morphologisch kenntliche Geschlechtsdifferenz lassen dagegen bei diesen kleinen Arten die folgenden erkennen. *Odontaeus armiger* ♂ mit Kopfhörnchen und 3 Halsschildhöckern; *Ontophagus amyntas, O. taurus, O. verticicornis, O. fracticornis, O. coenobita, O. vacca, O. nuchicornis,* bei denen die ♂ kleine Kopfhörnchen oder eine höhere Scheitelleiste haben; *Serica brunnea, Maladera holoserica* und *Homaloplia ruricola* haben im männlichen Geschlecht reichlich doppelt so lange Fühlerlamellen wie die ♀. Bei 7 *Hoplia-Arten* sind die Fühler etwa 1/2 mal länger als bei den ♀. Das sind insgesamt 18 Arten mit schwacher Sexualdifferenz. Es ist dabei zu beachten, daß keine dieser Arten kleiner als

durchschnittlich 5 mm ist. Bei den kleinsten Arten (mehr als 50) bis durchschnittlich 5 mm Länge liegt niemals eine merkliche Sexualdifferenz vor.

2. Bei der Größengruppe von 10—20 mm durchschnittlich sind Sexualdifferenzen relativ häufiger. Bei der größten *Aphodius*-Art *A. scrutator* hat das ♂ einen deutlich breiteren Kopf als das ♀, das Halsschild besitzt 3 Höcker. *Bolboceras unicorne* ♂ ist vom ♀ durch ein Kopfhorn unterschieden, bei *Ceratophyus typhoeus* durch 3 lange Thoraxhörner, bei *Lethrus apterus* durch einen zangenförmigen Fortsatz an den Mandibeln, bei *Ontophagus vitulus* durch 2 kurze Kopfhörnchen, bei *O. austriacus* durch eine schnabelartige Kopfverlängerung, bei *Hoplidia transversa* durch reichlich doppelt lange Fühlerlamellen, bei 5 *Rhizotrogus*- und 5 *Amphimallus*-Arten durch etwa 3mal so lange Fühlerlamellen, bei 5 *Anomala*-Arten durch geringe Vergrößerung der Fühlerlamellen, bei *Phyllopertha horticola* und 5 *Anisoplia* durch etwa 1/2 mal längere Fühlerlamellen, bei *Osmoderma eremita* durch stärker vertiefte Halsschildfurche, bei 2 *Gnorimus*-Arten durch viel stärker gekrümmte Mitteltibien, bei 3 *Trichius*-Arten durch bis um 1/3 kürzere Hintertibien. Insgesamt ergeben sich damit 34 Arten mit deutlicher Sexualdifferenz.

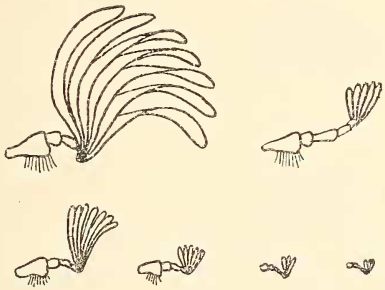

Abb. 1. Zunahme der geschlechtlichen Fühlerdifferenz mit der Körpergröße bei 3 Scarabaeiden-Arten. Oben: *Polyphylla fullo* ♂ und ♀ (24—34 mm), unten links *Melolontha vulgaris* ♂ und ♀ (20—25 mm), rechts: *Phyllopertha horticola* ♂ und ♀ (8—12 mm).

Keine merkliche Geschlechtsdifferenz ist dagegen in dieser Größengruppe zu finden bei 19 Arten, nämlich 8 *Geotrupes*, 2 *Gymnopleurus*, *Tropinota hirta*, *Oxythyrea funesta*, *Cetonia aurata*, 6 *Potosia*-Arten.

3. Die 6 größten Scarabaeiden-Arten, die durchschnittlich länger sind als 2 cm, haben sämtlich einen kenntlichen, oft sehr starken Geschlechtsunterschied: das ♂ von *Copris lunaris* unterscheidet sich vom ♀ durch ein langes Kopfhorn und ein konkav ausgehöhltes Brustschild mit 3 Spitzen, bei *Polyphylla fullo* sind die Fühlerlamellen 6—7mal so lang wie beim ♀, zudem 7-blätterig (♀ 5-blätterig) (Abb. 1), bei *Anoxia pilosa* und *A. villosa* sind die Lamellen des ♂ 3mal so lang als beim ♀ und 5- statt 4-blätterig, bei *Oryctes nasicornis* hat das ♂ ein großes Kopfhorn und einen vorn stark ausgehöhlten Thorax, bei *Liocola marmorata* hat das ♂ eine etwas mehr vertiefte Bauchfurche.

Wir stellen also zusammenfassend fest: Scarabaeiden-Arten unterhalb 5 mm zeigen keine merkliche Sexualdifferenz, solche von 5—10 mm zeigen eine schwache bis gut kenntliche Differenz bei etwa einem Drittel der Arten, Arten von 10—20 mm Länge haben bei $^2/_3$ der Fälle eine kenntliche Sexualdifferenz, bei Arten von mehr als 20 mm Länge sind ♂ und ♀ stets und oft sehr stark unterschieden. Eine Gesamtbetrachtung mitteleuropäischer Scarabaeiden lehrt also, daß die relative Sexualdifferenz im allgemeinen mit der Zunahme der Körpergröße deutlich anwächst.

Ähnlich verhalten sich die wenigen mitteleuropäischen Lucaniden. Ordnen wir die Arten nach zunehmender Körpergröße, so ergibt sich folgendes Bild: Der kleine *Aesalus scarabaeoides* (5—7 mm) sowie *Systenocerus caraboides* (10—14 mm) zeigen keine merk-

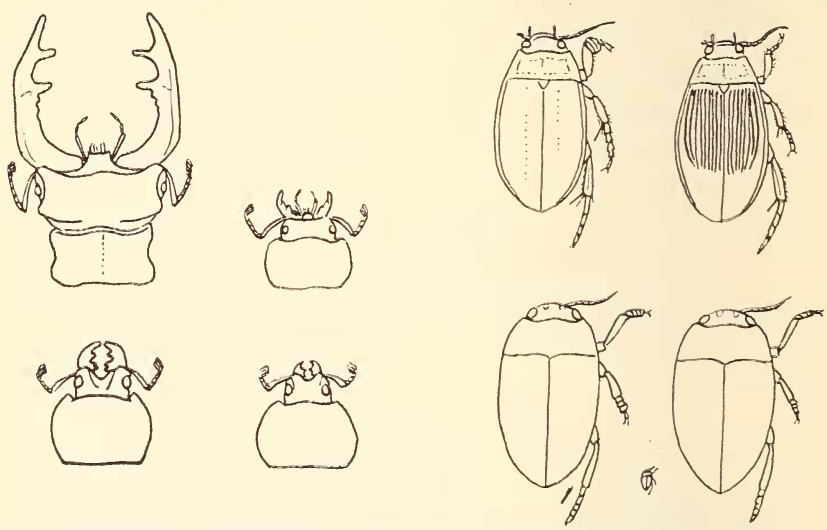

Abb. 2. Zunahme der relativen Sexualdifferenz mit der Körpergröße, links bei Lucaniden, rechts bei Dytisciden. Links oben: *Lucanus cervus* (40—70 mm) ♂ und ♀; darunter *Systenocerus caraboides* (10—14 mm) ♂ und ♀, auf Hirschkäfergröße vergrößert. — Rechts oben: *Dytiscus marginalis* (30—35 mm), ♂ und ♀, darunter *Hydroporus obscurus* (2,5—3 mm), ♂ und ♀, auf *Dytiscus*-Größe vergr. (*Lucanus* und *Dytiscus* = $^3/_4$ nat. Gr.).

liche Sexualdifferenz (Abb. 2). Bei allen größeren Arten ist diese dagegen deutlich. Die ♂ von *Ceruchus chrysomelinus* (12—15 mm) sind von den ♀ unterschieden durch doppelt so breiten Kopf und $^1/_2$ mal längere Mandibel, bei *Sinodendron cylindricum* (12—16 mm) durch langes Kopfhorn, bei *Dorcus parallelopipedus* (18—32 mm) durch einen $^1/_2$ mal breiteren Kopf und $^1/_2$mal längere und doppelt so breite Mandibeln. Die größte Art schließlich, *Lucanus cervus*, zeigt die bekannte extreme Geschlechtsdifferenz: die Mandibeln des ♂ sind 4—5mal so lang als beim ♀, der Kopf ist 2—2$^1/_2$mal so breit und ganz anders gestaltet (Abb. 2).

Auch die Dytisciden folgen im ganzen dieser

Größenregel der Sexualdifferenz, wenn auch entsprechend der durch die Anpassung an das Wasserleben bedingten morphologischen Ähnlichkeit der Arten in viel geringerem Ausmaße. Von den 75 Arten unterhalb 6 mm Durchschnittslänge zeigen 59 keine merklichen Geschlechtsunterschiede: 2 *Oxynoptilus*, 4 *Hygrotus*, 4 *Bidessus*, 49 *Hydroporus* (Abb. 2). Bei 16 Arten dieser Größengruppe liegt eine schwache Sexualdifferenz vor, bei 2 *Hyphydrus* und 8 *Coelambus*-Arten sind die ♂ glänzender als die ♀, bei 3 *Noterus*- und 3 *Laccophilus*-Arten sind die Vordertarsen der ♂ ein wenig verbreitert.

Bei mittelgroßen Arten von 6—20 mm Länge zeigen stets die basalen Vordertarsus-Glieder der ♂ eine Verbreiterung, ihre Mittelbeine sind zudem relativ länger. Bei den beiden großen *Acilius*-Arten (15—18 mm) kommt dazu noch der Unterschied der Elytren, die bei den ♂ glatt, bei den ♀ längsgerieft und in den Riefen behaart sind. Alle 8 großen Arten zeigen eine starke Sexualdifferenz: die ♂ der 7 *Dytiscus*-Arten (22—44 mm) haben ausgeprägte Saugscheiben an den Vordertarsen, die ♂ haben glatte, die ♀ gerillte Elytren (Abb. 2). Bei *Cybister laterimarginalis* (30—35 mm) sind die Elytren des ♀ nur zartseidig längsgestreift.

Eine Durchsicht anderer Käferfamilien deutet daraufhin, daß die Zunahme der Geschlechtsunterschiede mit der Körpergröße ziemlich verbreitet ist. Zumindest zeigen die ganz kleinen Arten im allgemeinen keine deutliche Sexualdifferenz. Ausnahmen betreffen wohl am ehesten die brutpflegenden Arten, wie z. B. die kleine *Anisandra dispar* u. a. (s. u.).

Bei den sexuell wenig differenzierten *Carabiden* führte ich für eine Reihe von Arten Messungen durch, um die relative Körpergrößendifferenz der Geschlechter zu prüfen. (Exemplare jeweils von wenigen, möglichst benachbarten Fundorten). Da die Gesamtlänge wegen der verschiedenen Kopfstellung am Sammlungsmaterial nicht exakt zu ermitteln ist, addierte ich Thorax- und Elytrenlänge zu einer etwas unvollständigen, aber zuverlässigen „Gesamtlänge". Wie die Tabelle 3 lehrt, zeigen die 9 Arten, die als Vertreter unterschiedlicher Größenstufen ausgewählt wurden, zunächst nicht die erwartete Zunahme der Geschlechtsdifferenz bei größeren Formen: bei *Pterostichus niger* von durchschn. 14,7 mm Länge u. bei *Pt. oblongopunctatus* von nur 8,7 mm Länge erreichen die ♂ durchschnittlich 91,9 bzw. 93,5 % der Länge weiblicher Tiere, d. h. ebensoviel wie die ♂ der großen *Carabus*-Arten *auronitens* (17,2 mm), *ullrichi* (21,1 mm) und *coriaceus* (28,3 mm). Vergleichen wir dagegen nur jeweils die Arten einer Gattung untereinander — und nur ein solcher Vergleich kann ja wegen der weitgehenden Spezialisierungen der zahlreichen Formen als einigermaßen exakt angesehen werden —, so ist festzustellen, daß hier die großen Arten wenigstens z. T. eine stärkere Sexualdifferenz zeigen. Deutlich ist der Unterschied bei den 3 verschieden großen *Pterostichus*-Arten.

Tabelle 3. Relative Sexualdifferenz hinsichtlich der Körperlänge (= Halsschild- + Elytrenlänge) bei Carabiden verschiedener Größe.

n : ♂, ♀	Art	K.-L. des ♂ in mm	K.-L. des ♀ in mm	K.-L. d. ♂ in % der K.-L. d. ♀
10,10	Pterostichus niger	14.7	16.0	91,9
10,10	Pterostichus oblongopunctatus	8,7	9.3	93.5
10,10	Pterostichus vernalis	5.9	6.1	97.0
5,5	Carabus (Procerus) g. gigas	37.6	42.3	88.9
47,41	Carabus (Procrustes) coriaceus	28.3	30.1	94.0
10,10	Carabus u. ullrichi	21.1	23.1	91.5
52,47	Carabus (Coptolabrus) au. auronitens	17.2	18.7	92.0
10,10	Carabus (Eurycarabus) c. convexus	14.2	14.8	95.8
10,10	Carabus (Hemicarabus) nitens	13.4	14.7	91,2

Bei den *Carabus*-Arten läuft diese Abstufung dagegen nicht den feineren Längenunterschieden genau parallel. Es kann hier nur gesagt werden, daß die größte Art *(C. gigas)* tatsächlich auch die größte Sexualdifferenz aufweist, und daß eine der beiden kleinsten Arten *(C. convexus)* die geringste Sexualdifferenz aufweist.

Bei der *Carabus*-Art *coriaceus* wurden früher bereits einmal Messungen auch an geographischen Rassen verschiedener Körpergröße durchgeführt (B. RENSCH 1943). Es ist von Interesse, daß auch hier die Regel nicht gilt (vergl. Tab. 4), daß vielmehr die beiden

Tabelle 4. Relative Sexualdifferenz hinsichtlich der Körperlänge (= Halsschild- + Elytrenlänge) bei verschiedenen großen Rassen von *Carabus coriaceus*.

n : ♂, ♀	Rasse	K.-L. des ♂ in mm	K.-L. des ♀ in mm	K.-L. d. ♂ in % der K.-L. d. ♀
47,41	Carabus (Procrustes) c. coriaceus	28.3	30.1	94.0
16,15	C. coriaceus excavatus	25.2	27.0	93.3
31,21	C. coriaceus cerisyi	24.1	25.6	94.2

kleinen Rassen keine Verminderung der Sexualdifferenz zeigen.

An sonstigen morphologischen Geschlechtsdifferenzen ist bei Carabiden nur noch die Verbreiterung der proximalen Tarsalglieder bei den ♂ zu erwähnen. Dieses Geschlechtsmerkmal zeigt sich bei den großen *Carabus*- und *Calosoma*-Arten an 4 Tarsalgliedern, bei der Mehrzahl der kleineren Genera wie *Pterostichus, Amara, Nebria, Calathus, Chlaenius, Poecilus* u. a. nur an 3 Tarsalgliedern, bei der Gattung *Bembidium* schließlich, die eine Fülle kleinster Arten umfaßt, nur an 2 Tarsalgliedern. Allerdings gibt es auch einzelne Ausnahmen: bei den größten *Carabus*-Arten der Untergattung *Procerus* haben ♂ und ♀ gleiche unverbreiterte Tarsen, der große *Carabus coriaceus* hat nur 3 erweiterte Glieder und bei mittelgroßen Gattungen haben z. B. *Harpalus* u. a. 4 erweiterte Glieder. Insgesamt gilt aber auch für dieses Geschlechtsmerkmal die Regel, daß große Arten relativ stärker differieren als kleine.

Von besonderem Interesse ist nun die Frage, ob bei Insekten auch hinsichtlich der Genitalarmaturen die Geschlechtsdifferenz bei großen

Arten bedeutender ist als bei kleinen. Am leichtesten ist dies vielleicht bei den Apiden zu beurteilen, deren ♂ stark chitinisierte, gut differenzierte äußere Genitalien besitzen. Bei den großen *Bombus*-Arten (meist 13 — 18 mm lang) sind hier besonders Spatha, Lacinia und Sagitta mit den verschiedenartigsten Höckern, Zipfeln und Spitzen versehen, die fast bei jeder Art eine andere Ausprägung besitzen. Kleine Apiden-Arten, wie die hier als Beispiel erwählten (meist 5 — 11 mm langen) Formen der Gattung *Sphecodes* (vgl. D. VON HAGEN 1882) zeigen diese Abschnitte der Genitalarmaturen dagegen in sehr einfacher Ausprägung (vgl. Abb. 3). Ähnlich einfach sind auch die männlichen Genitalien der kleinen *Andrena*-Arten gebaut. Auch innerhalb der Gattung *Sphecodes* ist wiederum zu erkennen, daß die kleinsten Arten wie *Sph. longulus* und *Sph. niger* (je 4 — 5 mm lang) besonders einfache Anhänge haben, während die kompliziertesten Anhänge bei größeren Formen wie *reticulatus* und *subquadratus* (7 — 10 mm) auftreten. —

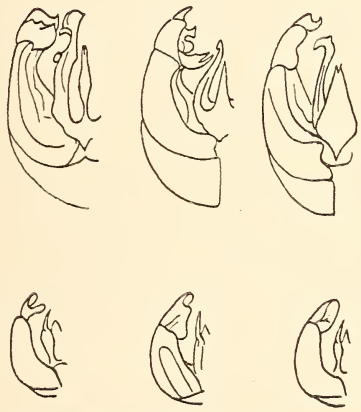

Abb. 3. Zunahme der Komplikation der männlichen Genitalarmaturen (zur Hälfte dargestellt) mit der Körpergröße, oben bei 3 Hummeln: *Bombus fragrans* (20—22 mm), *B. silvarum* (13—15 mm) und *B. soroeensis* (11—14 mm) (nach HEDICKE); unten von 3 Blutbienen: *Sphecoderes subquadratus* (7—9 mm), *Sph. affinis* (5,5 mm), *Sph. longulus* (4,5—5,5 mm) (nach VON HAGEN). Vergr. verschieden.

C. Die bisher genannten Beispiele mögen genügen, um zu zeigen, daß zumindest bei einer Reihe von Tiergruppen eine Erhöhung der relativen Sexualdifferenz mit zunehmender Körpergröße der Arten festzustellen ist. Diese Regel gilt aber offenbar nur bei stärkeren Körpergrößendifferenzen, und es gibt selbstverständlich eine Reihe von Ausnahmen, die durch spezifische Sonderentwicklung bedingt sind. Derartige Ausnahmen sind vor allem auch bei allerkleinsten Arten zu erwarten, bei denen die Gonaden einen unverhältnismäßig großen Raum im Körper einnehmen, so daß sich die Differenz der Ovarien mit den größeren Eiern gegenüber den kleinen Hoden besonders stark auswirken kann. Auch die Tatsache, daß bei manchen Gruppen kleine Arten stärker zur Brutpflege neigen, weil ihre absolute Nachkommenzahl gering ist (vgl. B. RENSCH

1947, p. 176) läßt mancherlei Ausnahmen erwarten. Aber es wird jedenfalls von Interesse sein, die in der vorliegenden Darstellung mitgeteilten Befunde einmal bei anderen Tiergruppen zu überprüfen. Die Färbungsmerkmale unterliegen dieser Regel anscheinend nicht.

Mit der Verstärkung der morphologischen Geschlechtsdifferenzen kann nun auch der Unterschied im Verhalten der beiden Geschlechter erhöht sein. Es ist zu beachten, daß die Balz von Auerhahn *(Tetrao)* und Birkhahn *(Lyrurus)* sowohl hinsichtlich der Verdrehung von Körperpartien als auch der Verwendung von verschiedenartigen Lautäußerungen erheblich komplizierter ist als beim Haselhahn *(Tetrastes)*, der nur die Flügel hängen läßt, und mit dem Schwanze auf- und niederschlägt. Auch ist die Balzstellung der großen Trappe *(Otis tarda)* extremer als bei der kleinen Trappe *(O. tetrix)*. Bei beiden Arten wird der Schwanz gefächert und der Hals aufgeblasen, aber bei der großen Art werden die Flügel in viel extremerer Weise verdreht, der Schwanz völlig auf den Rücken geklappt und auch die Halspartie relativ stärker deformiert. Bei dem Zwergtaucher *Podiceps ruficollis* fallen die beim großen *P. cristatus* so auffälligen Zeremonien wie das Brust-an-Brustaufrichten und Köpfeschütteln fort. Auch sind derartige Kämpfe, wie sie männliche Hirschkäfer zeigen, von kleinen Lucaniden-Arten nicht bekannt.

D. Fragen wir nun nach der Verursachung dieser Körpergrößenregel der Sexualdifferenz, so kann eine zusammenfassende Antwort schon deshalb nicht gegeben werden, weil die korrelativen Beziehungen der Organe und Strukturen in den einzelnen Tiergruppen sehr verschiedenartige sind. Man darf aber wohl ziemlich generell annehmen, daß gerade sekundäre Geschlechtsmerkmale, soweit sie Formsonderheiten betreffen, sich normalerweise ontogenetisch erst spät, meist im Zusammenhang mit der Geschlechtsreife differenzieren. Es sind daher meist Merkmale, die dann unverhältnismäßig schnell, jedenfalls schneller als der Gesamtkörper, d. h. positiv allometrisch wachsen. Positiv allometrisch wachsende Organe können sich aber auch bei phylogenetischer Körpergrößensteigerung stärker bzw. während einer längeren Wachstumsphase auswirken und damit zu excessiver Bildung führen.

Soweit es sich bei größeren Formen im wesentlichen nur um eine Zunahme der relativen Sexualdifferenz in der Körpergröße handelt, ist eine Erklärung nicht so naheliegend. Man könnte vielleicht daran denken, daß sich positiv allometrische Wachstumstendenzen verschiedener Gewebe oder Organe summativ bei der Ausprägung der Gesamtkörpergröße auswirken oder daß z. B. ein Sexualhormon (das ja auch im jungen Wirbeltier schon differenzierend eingreift) das Wachstum eines Geschlechtes generell steigert oder hemmt. Um dies zu entscheiden, wäre aber eine sorgfältige Analyse der Ontogenese der Sexualdifferenz notwendig.

Zusammenfassung.

1. Verschiedene Tiergruppen, speziell die als Beispiele gewählten Vögel, Scarabaeiden, Lucaniden, Dytisciden, Carabiden und Hymenopteren zeigen bei größeren Arten eine relativ größere Sexualdifferenz hinsichtlich morphologischer Geschlechtsmerkmale und hinsichtlich der Körpergröße. Die schon recht große Zahl von Regeln, welche die mit phylogenetischer Körpergrößenänderung zwangsläufig verbundenen morphologischen, anatomischen und histologischen Abänderungen umreißen, werden damit um eine weitere vermehrt, die allerdings wohl nur in großen Zügen gültig ist und noch an vielen Tiergruppen überprüft werden muß.

2. In manchen Fällen extremerer Körpergrößendifferenzen ist auch der Unterschied im Verhalten der Geschlechter relativ erhöht.

3. Die späte Anlage und das damit sich ergebende positiv allometrische Wachstum der sekundären Geschlechtsmerkmale bietet eine Möglichkeit der Erklärung für die Zunahme der relativen Sexualdifferenz bei phylogenetischer Körpergrößensteigerung. Die Zunahme der relativen Körpergrößendifferenz der Geschlechter bedarf dagegen noch einer eingehenden ontogenetischen Analyse.

Zitierte Literatur.

CHAMPY, C.: La croissance dysharmonique des caractères sexuels accessoires. Ann. Sci. Nat. zool. (10), 12, 1929.

GOOSSEN, H.: Untersuchungen an Gehirnen verschieden großer, jeweils verwandter Coleopteren- und Hymenopteren-Arten. Zool. Jahrb. Abt. allg. Zool., 62, 1—64, 1949.

HAGEN, Y.: Totalgewichts-Studien bei norwegischen Vogelarten. Arch. f. Naturg., N. F., 11, 1—173, 1942.

VON HAGEN, D.: Über die männlichen Genitalien der Bienengattung *Sphecodes*. Dtsch. Entom. Z., 26, 209—228, 1882.

HARDE, K. W.: Das postnatale Wachstum cytoarchitektonischer Einheiten im Großhirn der Weißen Maus. Zool. Jahrb. Abt. Anat., 70, 226—268, 1949.

HARTERT, E.: Die Vögel der paläarktischen Fauna. 3 Bde. u. 1 Nachtragsband von E. HARTERT und F. STEINBACHER. Berlin 1910—1938.

HEDICKE, H.: Ordnung Hautflügler, Hymenoptera. In BROHMER, EHRMANN, ULMER, Tierwelt Mitteleuropas, Bd. 5, Leipzig 1939.

HUXLEY, J. S.: Constant differential growth-ratios and their significance. Nature 114, 1924.

HUXLEY, J. S.: Problems of relative growth. London 1932.

KLATT, B.: Über den Einfluß der Gesamtgröße auf das Schädelbild . . . Arch. Entw. Mech., 36, 387—471, 1913.

KUHNT, P.: Illustrierte Bestimmungstabellen der Käfer Deutschlands. Stuttgart 1913.

MILLER, G. S.: Catalogue of the mammals of western Europe. London 1912.

MÖLLER, A.: Die Struktur des Auges bei Urodelen verschiedener Körpergröße. Zool. Jahrb.. Abt. allg. Zool., 62, 138—182, 1950.

NIETHAMMER, G.: Handbuch der deutschen Vogelkunde. 3 Bde. Leipzig 1937—1942.

OBOUSSIER, H.: Über die Größenbeziehungen der Hypophyse und ihrer Teile bei Säugetieren und Vögeln. Arch. f. Entwickl. mech. 143, 181—274, 1948.

PARTMANN, W.: Untersuchungen über die komplexe Auswirkung phylogenetischer Körpergrößenänderungen bei Dipteren. Zool. Jahrb. Abt. Anat. 69, 507—558, 1948.

RENSCH, B.: Studien über klimatische Parallelität der Merkmalsausprägung bei Vögeln und Säugern. Arch. f. Naturgesch., N. F., 5, 317—363, 1936.

RENSCH, B.: Einwirkung des Klimas bei der Ausprägung von Vogelrassen, mit besonderer Berücksichtigung der Flügelform und der Eizahl. Proc. 8. Internat. Ornith. Congr. Oxford (1934), 285—311, 1938.

RENSCH, B.: Studien über Korrelation und klimatische Parallelität der Rassenmerkmale von *Carabus*-Formen. Zool. Jahrb. Abt. Syst., 76, 103—170, 1943.

RENSCH, B.: Neuere Probleme der Abstammungslehre. Die transspezifische Evolution. Stuttgart 1947.

RENSCH, B.: Organproportionen und Körpergröße bei Vögeln und Säugetieren. Zool. Jahrb. Abt. allg. Zool., 61, 337—412, 1948 (a).

RENSCH, B.: Histological changes correlated with evolutionary changes of body size Evolution, 2, 218—230, 1948 (b).

SCHMALHAUSEN, J.: Beiträge zur quantitativen Analyse der Formbildung. I. II. Arch. f. Entwickl. mech. 109, 455—512; 110, 33—62, 1927.

TEISSIER, G.: Recherches morphologiques et physiologiques sur la croissance des insectes. Trav. Stat. Biol. Roscoff, 9, 29—238, 1931.

Anschr. d. Verf.: Prof. B. RENSCH, Münster (Westf.), Zool. Institut der Universität, Robert-Koch-Straße 31.